Caldasia 17 (2): 333 - 340, 1993

VARIACION HETEROCROMATICA EN *PROECHIMYS SEMISPINOSUS* (RODENTIA: ECHIMYIDAE) DE LA REGION PACIFICA COLOMBIANA

Marta Lucía Bueno
Departamento de Biología, Universidad Nacional. Apartado 23227, Santafé de Bogotá, Colombia.

Marcela Gómez-Laverde
Fundación Ulamá. Apartado 93674, Santafé de Bogotá, Colombia.

Resumen

Mediante un estudio comparativo en poblaciones de *Proechimys semispinosus* del pacífico colombiano se registra la presencia de dos razas cromosómicas; estas se diferencian por el patrón de heterocromatina constitutiva detectable mediante las técnicas de bandas C. La población de la localidad de Nariño presenta ausencia casi total de heterocromatina centromérica y presencia de bloques grandes de heterocromatina telomérica en varios cromosomas, mientras que la población de la localidad del Chocó presenta bloques muy pequeños de heterocromatina centromérica en la mayoría de los cromosomas y bloques pequeños y medianos teloméricos solo en tres pares cromosómicos. La similitud del patrón de heterocromatina, entre las poblaciones de la isla Gorgona (Gómez-Laverde *et al.*, 1990) y de Nariño, sugiere una estrecha relación entre ellas; este hecho se suma a las evidencias sobre la afinidad de la biota de la Isla con la región suroccidental de Colombia y del norte del Ecuador, reportada en otros grupos biológicos.

Abstract

The presence of two chromosomal races is reported in a comparative study of populations of *Proechimys semispinosus* from the Pacific lowlands of Colombia. These races are differenciated by the constitutive heterochromatin found using the C-band technique. The population from Nariño locality lacks centromeric heterochromatin and has large blocks of telomeric heterochromatin in several chromosomes while the population from Chocó locality has small blocks of centromeric heterochromatin in the majority of the chromosomes and small and medium size blocks of telomeric heterochromatin only in three pairs of chromosomes. The similarity between the heterochromatin pattern in the Gorgona island (Gómez-Laverde *et al.*, 1990) and Nariño populations suggests a very close relationship and supports the affinities of the island's biota with the southwestern region of Colombia and northern region of Ecuador previously reported in others biological groups.

Introducción

Las ratas espinosas del género *Proechimys* son un grupo muy diverso de roedores neotropicales; la sistemática del género ha sido objeto de gran controversia (Hershkovitz, 1948; Moojen, 1948; Gardner, 1983; Gardner & Emmons, 1984 y Patton, 1987). En los últimos años se han realizado importantes trabajos para definir, con base en características morfológicas, cariológicas y bioquímicas, las unidades taxonómicas de *Proechimys*, especialmente en el norte de suramérica (Aguilera *et al.*, (en prensa), Aguilera & Perez-Zapata, 1991; Benado *et al.*, 1979; Gardner & Emmons, 1984; Patton & Gardner, 1972; Reig, 1980; Reig & Useche, 1976 y Reig *et al.*, 1979, 1980).

Estos estudios han puesto de manifiesto dentro del género una gran variabilidad cromosómica, documentada ampliamente por Reig *et al.* (1980). Aunque actualmente se conoce el cariotipo básico de las 22 especies, con números cromosómicos diploides que van desde 2n=14 hasta 2n=64-65 (Reig, 1989), los estudios de bandas C son aún escasos y se limitan a varias especies venezolanas (Aguilera & Perez-Zapata, 1991 y Aguilera *et al.*, en prensa), a dos especies colombianas (Bueno *et al.*, 1989 y Gómez-Laverde *et al.*, 1990) y a una especie brasilera (Yonenaga-Yassuda *et al.*, 1985).

La única especie del género en la región pacífica colombiana es *Proechimys semispinosus* (Gardner, 1983; Patton, 1987). Sin embargo, algunos autores han considerado que los *Proechimys* de la isla Gorgona difieren morfológicamente de los habitantes de localidades continentales colombianas y pueden corresponder a una especie distinta. Los estudios cariológicos han revelado un número cromosómico diploide constante de 2n = 30 para esta especie (Alberico, 1986; Gardner & Emmons, 1984; Gómez-Laverde *et al.*, 1990; Patton & Gardner, 1972) y el único estudio de bandas C realizado para la misma, en animales provenientes de la isla Gorgona, evidenció un patrón poco común de ausencia casi total de heterocromatina centromérica y de presencia de bloques teloméricos en varios cromosomas (Gómez-Laverde *et al.*, 1990). Con el fin de conocer el cariotipo de otras poblaciones de la región pacífica y comparar los patrones de bandas C procedimos a estudiar individuos provenientes de dos localidades continentales colombianas.

Metodología

Los ejemplares de *Proechimys semispinosus* se colectaron en el departamento de Nariño (vereda Pital-Piragua, municipio de Tumaco) y en el departamento del Chocó (caserío Alfonso López, inmediaciones del Caño Gerujamía, municipio de Quibdó); de la primera localidad se procesaron 8 animales y de la segunda 6, para un total de 14 individuos analizados; se obtuvieron resultados satisfactorios de bandas C en 5 individuos de la localidad de Nariño y en 2 individuos de la localidad del Chocó. Los animales estudiados se prepararon en piel y cráneo y se depositaron en la colección teriológica del Instituto de Ciencias Naturales (Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá).

La obtención de los cariotipos se realizó con cultivos de 68-69 horas siguiendo la metodología tradicional para microcultivos de linfocitos en sangre periférica, (Moorehead *et al.*, 1960; Hungerford, 1965 & Triman *et al.*, 1975) ligeramente modificada (Gómez-Laverde *et al.*, 1990). Para la obtención de bandas NOR se utilizó la técnica básica de Bloom & Goodpasture (1976), con modificaciones de Howell & Black (1980). Para la obtención de las bandas C (CBG) se siguió la metodología de Summer (1972); adicionalmente, se empleó una técnica modificada (Torres, com. pers.) con hidróxido de Bario (3%) a temperatura ambiente por 8 a 10 minutos, lavado posterior y deshidrataciones cortas (10 segundos) en pasos sucesivos con alcoholes al 70 y 90% y secado al aire. En la extracción del ADN de las regiones negativas para bandas C, que se efectúa durante la incubación en 2xSSC (Comings *et al.*, 1973; Pathak & Arrighi, 1973) a 60°C, se aumentó el tiempo de 2 a 18 horas y antes de efectuar la coloración, las láminas fueron pasadas nuevamente por los alcoholes.

La clasificación morfológica de los cromosomas en 4 grupos (A, B, C y D) se realizó de la misma manera descrita para la isla Gorgona (Gómez-Laverde *et al.*, 1990).

Resultados y comparaciones

El cariotipo de *Proechimys semispinosus* de las dos localidades continentales estudiadas comparte el mismo número cromosómico diploide de 2n= 30 y número fundamental NF=56, registrados para la Isla Gorgona, con una composición similar de los grupos cromosómicos (A, B, C y D), solo con una diferencia en la posición (dentro de estos grupos establecidos) del par cromosómico portador de una constricción secundaria, que en las poblaciones continentales corresponde al par B-8 y en la población insular al par B-7 (por ser un poco más grande). Las bandas NOR se presentan únicamente en ese par cromosómico B-8 (fig. 1), en las poblaciones de

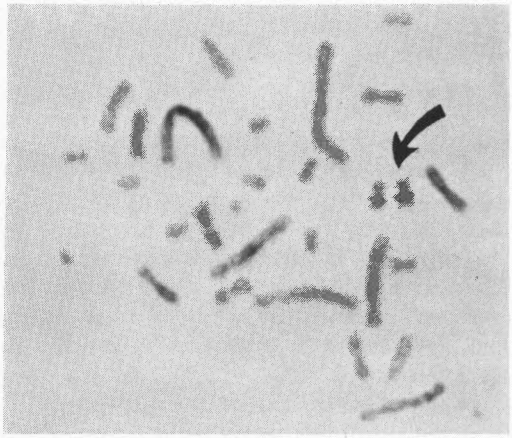

Figura 1: Bandas NOR de *Proechimys semispinosus* del Chocó. La flecha indica los cromosomas portadores de las bandas NOR que corresponden al par B-8.

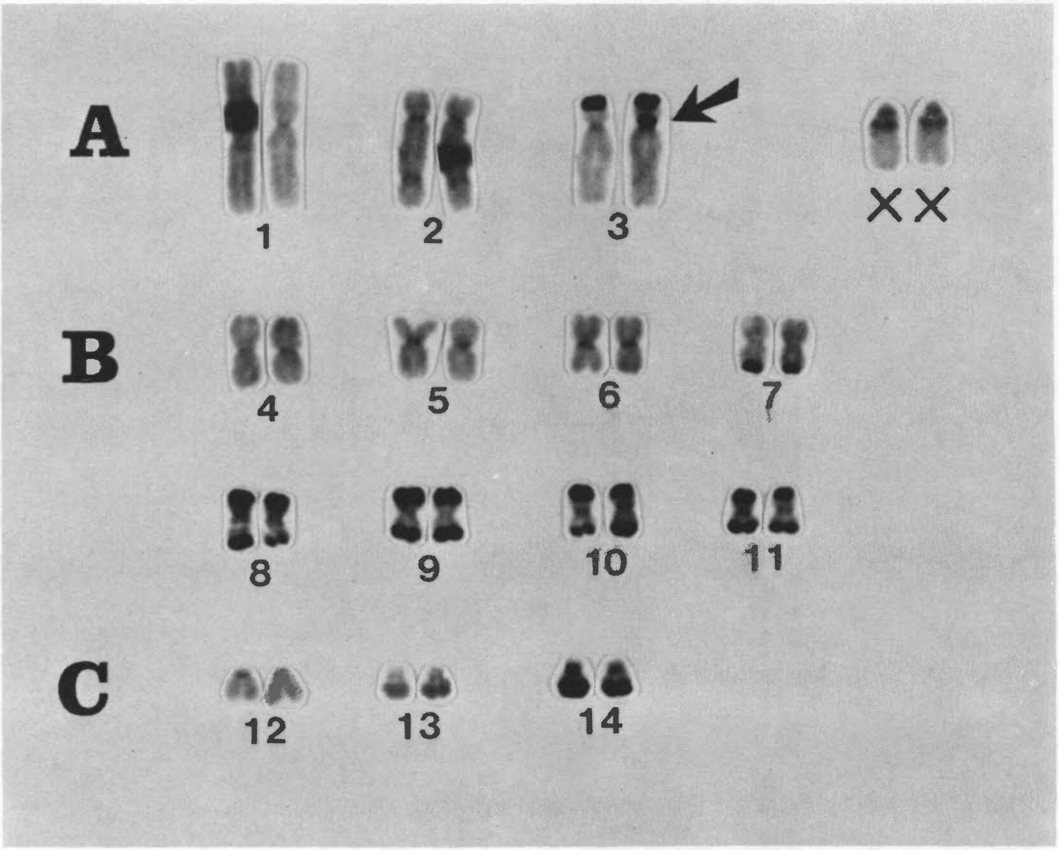

Figura 2: Cariotipo con bandas C de *Proechimys semispinosus* (hembra) de Nariño. Nótese la presencia de bloques teloméricos distales en los brazos largos del par B-7 y en los brazos largos y cortos del par B-8 (encontrados en 4 de los 5 individuos analizados). La flecha indica el bloque centromérico grande en solo un cromosoma del par A-3.

las dos localidades continentales; en los individuos de la isla Gorgona estas bandas estuvieron presentes únicamente en el par cromosómico B-7.

Se encontraron diferencias en las bandas C, que revelaron dos patrones de heterocromatina:

1) En la población de Nariño, se encontró un patrón similar al descrito para la isla Gorgona (figs. 2 y 3) que consiste en ausencia casi total de heterocromatina centromérica (presentándose solo pequeños puntos centroméricos no detectables en todas las metafases, que se expresan más frecuentemente en los cromosomas de los grupos B y C) y presencia de heterocromatina telomérica, en bloques grandes en el par cromosómico A-3 (en los brazos cortos), en el par B-7 (en los brazos largos), en los pares B-8, B-9, B-10 y B-11 (en ambos brazos) y en los pares C-13 y C-14 (en los brazos largos).

En un individuo de Nariño se evidenció (en una sola metafase) un bloque centromérico grande en uno de los cromosomas del par A-3 (fig. 2, señalado con una flecha). Adicionalmente, se detectó polimorfismo para la banda heterocromática del par B-7, apenas perceptible en los brazos largos de este par cromosómico, en uno de los cinco individuos analizados (fig. 3) y en el par B-8 pues el mismo individuo presentó heterocromatina solo en los brazos cortos (fig. 3) mientras que en los otros cuatro individuos está presente en ambos brazos cromosómicos (fig. 2). En los ejemplares estudiados de la isla Gorgona, el par B-7 posee bandas C similares en tamaño en ambos brazos mientras que

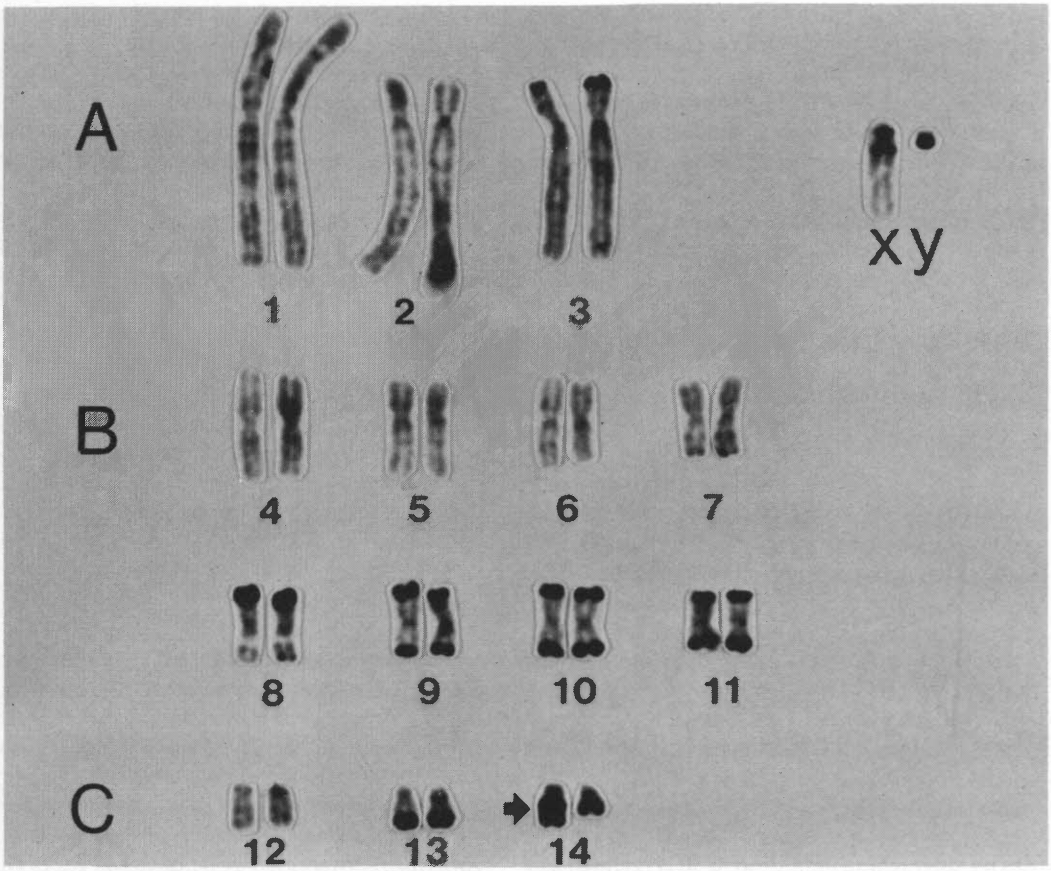

Figura 3: Cariotipo con bandas C de *Proechimys semispinosus* (macho) de Nariño. Nótese la ausencia casi total de heterocromatina telomérica en el par B-7 y en los brazos largos del par B-8 de este ejemplar. La flecha indica la duplicación de la banda telomérica en un cromosoma del par C-14.

en el par correspondiente de las poblaciones continentales (B-8) la banda de los brazos largos es más pequeña que la de los brazos cortos.

Suponemos que el par cromosómico B-7 de los ejemplares estudiados en la isla Gorgona y el B-8 de las poblaciones continentales son homólogos. Como se mencionó anteriormente, este es el único par portador de una constricción secundaria muy notoria y de las NOR. Souza & Yonenaga-Yassuda (1984), resaltaron la presencia, en todas las especies de la familia Echimyidae, de un solo par cromosómico con una constricción secundaria y señalaron su utilidad como marcador. La variación en el tamaño de los cromosomas marcadores de los ejemplares estudiados en las localidades continentales del pacífico, responsable de su distinta ubicación en la clasificación morfológica, con respecto a los de la isla Gorgona, podría estar relacionada con la variación en el tamaño de los bloques heterocromáticos y de las NOR. La realización de sistemas de bandas sucesivas G-C serviría para confirmar completamente su homología.

El par C-14 presenta un polimorfismo similar al descrito para los animales de la isla Gorgona consistente en un incremento en la banda heterocromática terminal, responsable del aumento en tamaño de un cromosoma con respecto a su homólogo, presente en algunos individuos (fig 3).

El cromosoma X es acrocéntrico, de tamaño mediano (correspondiente por tamaño a los del grupo B) y presenta un pequeño bloque de heterocromatina

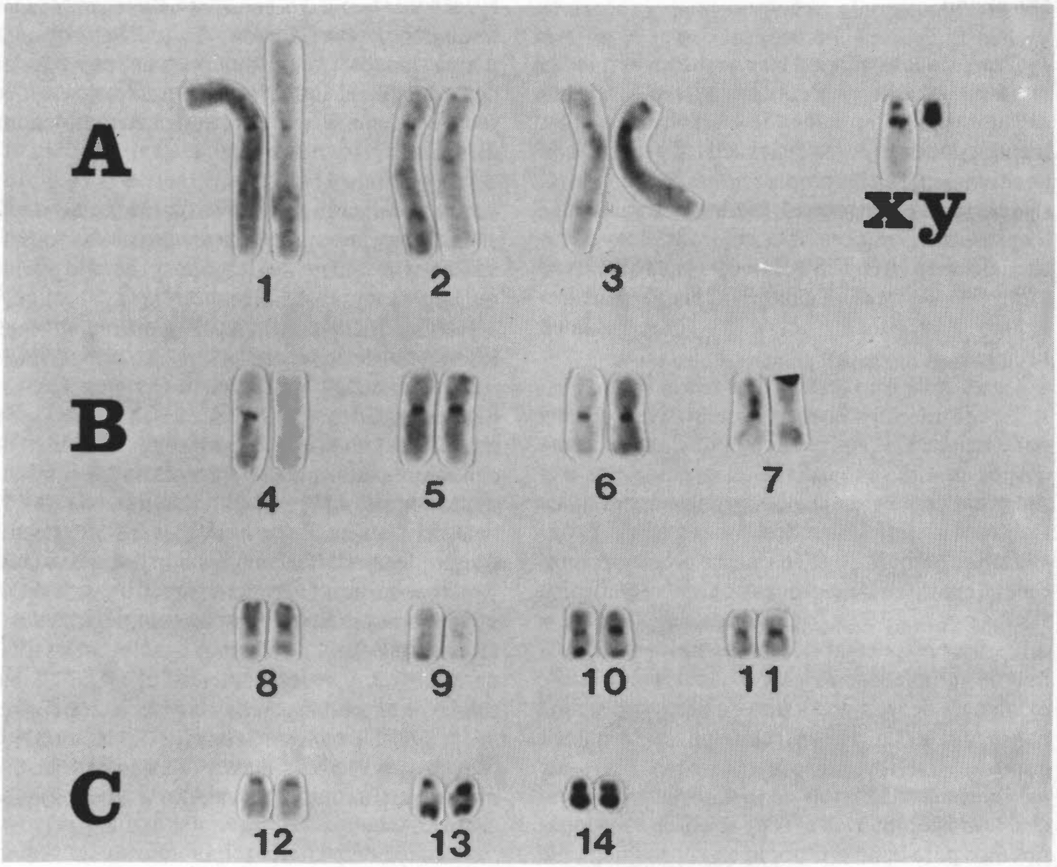

Figura 4: Cariotipo con bandas C de *Proechimys semispinosus* (macho) del Chocó. Nótese la presencia de bloques heterocromáticos centroméricos muy pequeños en todos los pares cromosómicos de los grupos A, B y C y los bloques distales teloméricos pequeños en el par B-10 (en los brazos largos) y medianos en los pares C-13 y C-14.

centromérica y una banda C positiva intercalar en la región próxima al centrómero. El cromosoma Y, el más pequeño del complemento, presenta heterocromatina prácticamente en todo el brazo largo (fig. 3).

2) En la población del Chocó, el patrón encontrado se caracteriza por la presencia de bloques heterocromáticos centroméricos muy pequeños en todos los pares cromosómicos de los grupos A, B y C y bloques distales teloméricos, pequeños en los brazos largos del par B-10 y medianos en los pares C-13 y C-14 (fig. 4).

El patrón heterocromático del par sexual en las 3 poblaciones, (isleña y continentales) es muy parecido, con un bloque intercalar en la región proximal del cromosoma X y un bloque que ocupa prácticamente todo el brazo largo del cromosoma Y. La banda intercalar en el X está ausente en *Proechimys iheringi* del Brasil (Yonenaga-Yassuda *et al.*, 1985) y en *Proechimys* sp de Colombia (Bueno *et al.*, 1989).

La presencia de heterocromatina centromérica en todos los cromosomas y de bandas heterocromáticas mediales y/o terminales en al menos dos o tres pares cromosómicos ha sido reportada para otras especies del género (*P. canicollis* y *P. trinitatis*) en Venezuela (Aguilera & Perez-Zapata, 1991); en estas especies sin embargo, los pares cromosómicos con bandas terminales o mediales son acrocéntricos.

Discusión

1) Tradicionalmente se ha considerado que las regiones heterocromáticas consisten en ADN altamente repetitivo que tiende a replicarse tardíamente, contienen pocos genes activos y se colorean positivamente en las preparaciones para bandas C (Nagl, 1985). En general, la heterocromatina se localiza en las regiones pericentroméricas de los cromosomas (Arrighi & Hsu, 1971); la ubicación terminal (telomérica) e intersticial es menos frecuente (Baverstock *et al.*, 1976; ver revisión en Freitas *et al.*, 1984).

Aunque el mecanismo fundamental de la aparición de las bandas C es aún poco comprendido, se acepta que es una desnaturalización seguida por una renaturalización de las secuencias repetitivas. Evidencias bioquímicas indican que hay una considerable pérdida de ADN en este proceso, preferencialmente en las regiones no C del cromosoma (Pathak *et al.*, 1973 & Comings, 1978). Por las diferentes respuestas obtenidas en los cromosomas de varias especies a las técnicas, se postula la existencia de más de un tipo de heterocromatina constitutiva. La heterocromatina centromérica contiene ADN altamente repetitivo más resistente a la desnaturalización en tanto que la heterocromatina telomérica es muy sensible a los tratamientos para bandas C por lo que probablemente representa zonas con ADN moderadamente repetitivo. (Popescu & DiPaolo, 1979).

En nuestra investigación de los cariotipos del género *Proechimys*, en el Pacífico, para la obtención de bandas C teloméricas de buena resolución fué necesario modificar la técnica. La metodología tradicional de Summer (1972) empleada en los animales de la isla Gorgona no permitió una clara resolución de las bandas que se aprecia en la insuficiente calidad de las mismas (Gómez-Laverde *et al.*, 1990, fig. 5.12). Con la utilización de la técnica modificada, en este trabajo, se logró una excelente calidad de bandas C (figs. 2 y 3). Este resultado proporciona evidencia de la presencia de ADN con distintos grados de repetición, que ocasiona diferencias en la susceptibilidad a los tratamientos con álcalis o sales y en la afinidad por colorante, como ha sido reportado por Popescu & DiPaolo (1979). Las regiones heterocromáticas teloméricas de los animales de las localidades de Nariño y de la isla Gorgona son más sensibles a los tratamientos para bandas C que las regiones heterocromáticas centroméricas de los animales de la localidad del Chocó, lo que sugiere que probablemente se trate de tipos de heterocromatina diferentes.

La interpretación de nuestros resultados no es sencilla. En varios grupos de roedores se han observado claras evidencias del papel generado por los rearreglos cromosómicos en la evolución y especiación del grupo; los eventos más comunes en los sucesos de especiación son las traslocaciones robertsonianas y las inversiones y adiciones heterocromáticas (Robbins & Baker 1981). En mamíferos, una de las formas más comunes de evolución cariotípica se presenta en los cambios en la cantidad y en la distribución de la heterocromatina (Baker *et al.*, 1987). Se ha sugerido que el material de composición de las bandas C y/o las secuencias altamente repetitivas de ADN son importantes en varios aspectos biológicos como el apareamiento exitoso entre homólogos, las tasas de mutación y recombinación, el metabolismo celular, la expresión génica y la especiación (Baker *et al.*, 1987). Pero, aún debe ser establecido si los bloques heterocromáticos distales tienen una función o estructura equivalente a los bloques centroméricos.

Podríamos pensar entonces que las diferencias entre los dos patrones de bandas C encontrados (el correspondiente a la isla Gorgona y Nariño por una parte y el correspondiente al Chocó por otra parte) estarían reflejando una separación inicial entre las poblaciones involucradas; sin embargo, como lo resalta Reig (1989), hay que tener cuidado en atribuir efectos de aislamiento reproductivo a cualquier diferencia cromosómica encontrada sin tener evidencia experimental directa.

2) Tanto el origen de la isla Gorgona como las afinidades de su biota con la biota continental han sido motivo de controversia. Alberico (1986) postula el aislamiento de Gorgona del continente, por barreras geográficas que impidieron la migración de la fauna del norte (Serranía del Baudó) y del este (Cordillera Occidental) explicando así la afinidad encontrada entre la fauna zoológica de la Isla y de las regiones de Tumaco (Nariño, en el suroccidente de Colombia) y Esmeraldas (noroccidente de Ecua-

dor). Por otro lado, Rangel (1990) presenta porcentajes de similitud florística alta entre la isla y la región chocoana que evidencian una separación o aislamiento reciente, en términos geológicos, entre la isla y la región pacífica. La información obtenida en este trabajo revela una mayor afinidad entre los *Proechimys* de la isla Gorgona y los de Nariño que la observada con los de la localidad del Chocó y se suma a la evidencia de esta afinidad encontrada en otros grupos zoológicos, ya que no es lógico suponer que características cromosómicas tan poco comunes como la ausencia casi total de heterocromatina centromérica y la presencia de heterocromatina telomérica en varios cromosomas hayan surgido en los *Proechimys semispinosus* de las poblaciones de la isla Gorgona y de Nariño como eventos independientes, por lo que pueden ser tomadas como indicadoras de un origen común entre los animales de las dos localidades. Al estudiar un número mayor de poblaciones de esta especie, a lo largo del pacífico colombiano y ecuatoriano, posiblemente se podrá encontrar la zona de contacto entre las dos razas cromosómicas y determinar con exactitud su distribución.

Para poder entender la evolución del género *Proechimys* es necesario conocer las relaciones cariotípicas de las diferentas formas a través de su rango geográfico; estos estudios han sido llevados a cabo en el norte de Venezuela, en poblaciones de la superespecie *Proechimys guairae* y han permitido formular hipotésis sobre los rearreglos involucrados en la evolución cariotípica de este grupo (Reig, 1980; Reig *et al.*, 1980; Aguilera *et al.*, 1989). En Colombia sin embargo el conocimiento cariológico del género *Proechimys* es insuficiente y está limitado a datos puntuales, por lo que se hace indispensable continuar con las investigaciones, para conocer y entender la evolución de las numerosas especies del género presentes en el país.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte de la tesis del Posgrado en Sistemática, área Zoología (Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia) de la segunda autora y contó con el apoyo del Instituto de Ciencias Naturales (Programa "Biota y ecosistemas de Gorgona") y del Instituto Nacional de Salud, Grupo de Genética (Programa de citogenética animal-reservorios silvestres) a cuyo personal las autoras expresan sus mas sinceros agradecimientos. La segunda autora agradece especialmente al Dr. Alberto Cadena por su apoyo durante el desarrollo del proyecto y a la Dra Marisol Aguilera por sus valiosos comentarios a la versión final del manuscrito.

Literatura citada

Aguilera, M. & A. Pérez-Zapata. 1991. Bandeo C en especies de Proechimys (Rodentia) con números cromosómicos extremos. Resúmenes XLI Convención Anual Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia *ASOVAC*. Caracas.

____ , **A. Martino & O. A. Reig** (in press). Banding resolution of karyotype evolution within the *Proechimys guairae* Rassenkreis of northern Venezuela (Rodentia: Echimyidae). *Abstracts V Internat. Theriol. Congress*. Rome.

Alberico, M. 1986. Los mamíferos. En: H. Vohn-Prahl & M. Alberico (eds). *Isla de Gorgona*. Universidad del Valle, Fondo de promoción de la cultura del Banco Popular. Cali, Colombia.

Arrighi, F.E. & T.C. Hsu. 1971. Localization of heterochromatin in human chromosomes. *Cytogenet*. 10: 81-86.

Baker, R.J, M.B. Qumsiyeh & C.S. Hood. 1987. Role of chromosomal banding patterns in understanting mammalian evolution. In: H. H. Genoways (ed.), *Current Mammalogy*. Plenum Publication Corporation, New York.

Baverstock, P.R., C.H.S. Watts & J.T. Hogarth. 1976. Heterochromatin variation in the australian rodent *Uromys caudimaculatus. Chromosoma* (Berlin) 57: 397-403.

Benado, M., M. Aguilera, O.A. Reig & F.J. Ayala. 1979. Biochemical genetics of chromosome forms of venezuelan spiny rats of the *Proechimys guairae* and *Proechimys trinitatus* superspecies. *Genetica* 50(2): 89-97.

Bloom, S. & C. Goodpasture. 1976. An improved technique for selective silver staining of nucleolar organizer regions in human chromosomes. *Human Genet.* 34: 199-206.

Bueno, M.L., M. Gomez-Laverde & A. Morales. 1989. Caracterización cariológica y morfológica de *Proechimys* sp. (Rodentia: Echimyidae) de una colonia experimental. *Biomedica* 9(1-2): 13-22.

Comings, D.E. 1978. Mechanisms of chromosome banding and implications for chromosome structure. *Ann. Rev. Genet.* 12:25-46.

____ **E. Avelino, T. Okada & H.E. Wyandt.** 1973. The mecanism of C and G banding of chromosomes. *Exp. Cell. Res.* 77: 469-493.

Freitas, T.R.O., M.S. Mattevi & L.F.B. Oliveira. 1984. Unusual C-band patterns in three karyotypically rearranged forms of *Scapteromys* (Rodentia: Cricetidae) from Brazil. *Cytogenet. Cell. Genet.* 38: 39-44.

Gardner, A.L. 1983. *Proechimys semispinosus* (Rodentia: Echimyidae). Distribution, type locality and taxonomic history. *Proc. Biol. Soc. Washington* 96(1): 134-144.

____ **& L.H. Emmons.** 1984. Species groups in *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) as indicated by karyology and bullar morphology. *J. Mamm.* 65(1): 10-25.

Gómez-Laverde, M., M.L. Bueno & A. Cadena. 1990. Poblaciones de ratas (*Proechimys semispinosus*) (Rodentia: Echimyidae). En: J. Aguirre y O. Rangel (eds). *Biota y ecosistemas de Gorgona.* Fondo FEN Colombia. Editorial Presencia, Bogotá.

Hershkovitz, P. 1948. Mammals of northern Colombia. Preliminary report No 2: Spiny rats (Echimyidae), with suplemental notes on related forms. *Proc. Unites States Nat. Mus.* 97: 125-140.

Howell, W.M. & D.A. Black. 1980. Controlled silver staining of nucleolus organizer regions with a protective coloidal developer. A 1-step method. *Experientia* 36: 1014.

Hungerford, D.A. 1965. Leukocites cultures from small inocula of whole blood and the preparations of metaphase chromosomes by treatment with hipotonic. *Cell. Stain Technol.* 40: 33.

Moojen, J. 1948. Speciation in the Brazilian spiny rats (genus *Proechimys*, family Echimyidae). *Univ. Kansas, Publ. Mus. Nat. Hist.* 1(19): 301-346.

Moorehead, P.S, P.C. Wowell, W.J. Mellman, D.M. Battips & D.A. Hungerford. 1960. Chromosomes preparations of leukocytes cultured from human peripheral blood. *Exp. Cell. Res.* 20: 613-616.

Nagl, W. 1985. Chromatic organization and the control of gene activity. *Internat. Rev. Cytol.* 94: 21-45.

Pathak, S. & F.E. Arrighi. 1973. Loss of DNA from lowing C banding procedures. *Cytogenet. Cel*

____ **, S. Hsu & F.E. Arrighi.** 1973. Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae) IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution. *Cytogenet. Cell. Genet.* 12: 315-326.

Patton, J.L. 1987. Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana:*

____ **& A. L. Gardner.** 1972. Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on Peruvian forms. *Occas. Pap. Mus. Zool., Louisiana State Univ.* 44: 1-30.

Popescu, N.C. & J.A. Dipaolo. 1979. Heterogeneity of constitutive heterochromatin in somatic Syrian hamster chromosomes. *Cytogenet. Cell. Genet.* 24: 53-60.

Rangel-CH., O.J. 1990. Caracterización ecológica. Síntesis final. En: J. Aguirre y O. Rangel (eds). *Biota y ecosistemas de Gorgona.* Fondo FEN Colombia. Editorial Presencia, Bogotá.

Reig, O.A. 1980. Modelos de especiación cromosómica en los casiraguas (Género *Proechimys*) de Venezuela. En: O. A. Reig (ed). *Ecología y genética de la especiación animal.* Editorial. Equinoccio, Univ. Simón Bolívar, Caracas.

____ 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. En: A. Fondevila (ed). *Evolutionary biology of transient unstable populations.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

____ **M.A. Barros, M. Useche, M. Aguilera & O.J. Linares.** 1979. The chromosomes of spiny rats, *Proechimys trinitatus*, from Trinidad and eastern Venezuela (Rodentia: Echimyidae). *Genetica* 51(2): 153-158.

____ **M. Aguilera, M.A. Barros & M. Useche.** 1980. Chromosomal speciation in a Rassenkreis of Venezuelan spiny rats (Genus *Proechimys*, Rodentia, Echimyidae). *Genetica* 52/53: 291-312.

____ **& M. Useche.** 1976. Diversidad cariotípica y sistemática en poblaciones venezolanas de *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), con datos adicionales sobre poblaciones de Perú y Colombia. *Acta Cient. Venezolana* 27: 132-140.

Robbins, L.W. & R.J. Baker. 1981. An assessment of the nature of chromosomal rearrangement in 18 species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Cytogenet. Cell Genet.* 31: 194-202.

Souza, M.J. de & Y. Yonenaga-Yassuda. 1984. G and C band patterns and nucleolus organizer regions in somatic chromosomes of *Clyomys laticeps laticeps* (Rodentia: Echimyidae). *Experientia* 40: 96-97.

Summer, A.T. 1972. A simple technique for demostrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell. Res.* 75: 304-306.

Triman, K.L., M.I. Davisson & T.H. Roderik. 1975. A method for preparing chromosomes from peripheral blood in the mouse. *Cytogenet. Cell. Genet.* 15: 166-176.

Yonenaga-Yassuda Y, M.J. de Souza, S. Kasahara, M. L'abbate & H.T. Chu. 1985. Supernumerary system in *Proechimys iheringi iheringi* (Rodentia: Echimyidae) from the State of Sao Paulo, Brazil. *Cariology* 38(2): 179-194.